

СТРОЕНИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ASPIDOGASTER CONCHICOLA K. BAER, 1827 (TREMATODA, ASPIDOGASTREA)

Т. А. Тимофеева

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Ацетилхолинэстераза, топографически связанная с нервной системой, обнаружена у *Aspidogaster conchicola*. Приведено описание нервной системы этого паразита и прослежено ее развитие от личинки до половозрелой особи. Особенно сложно устроена нервная система прикрепительного диска. По строению нервной системы *Aspidogastrea* стоят ближе к *Digenea*, чем к *Cestodea* и *Monogeneoidea*, у которых имеется хорошо развитый грубый нервный плексус, отсутствующий у первых двух групп.

Aspidogaster conchicola К. Ваер — широко распространенный и наиболее известный представитель своеобразной группы паразитических плоских червей подкласса *Aspidogastrea* Faust et Tang. Морфологические и биологические особенности аспидогастрид — паразитов преимущественно двусторчатых и брюхоногих моллюсков — делают эту группу крайне интересной с точки зрения филогении и положения в системе плоских червей. *A. conchicola* — наиболее частый объект морфологических исследований среди аспидогастрид. Строение этого вида детально изучено рядом авторов (Voeltzkow, 1888; Stafford, 1896; Faust, 1922, и др.). Однако о строении нервной системы этого паразита известно очень мало, и она практически до настоящего времени оставалась неизученной. Новые методы исследования нервной системы позволяют восполнить этот пробел.

Материалом послужили различные стадии развития *A. conchicola* из перикардия и почек *Anodonta anatina*, собранных в Финском заливе в районе Петродворца. Личинки *A. conchicola* были получены из яиц, отложенных половозрелыми особями в воду. Для изучения нервной системы применялась гистохимическая методика выявления ацетилхолинэстеразы (Koelle a. Friedenwald, 1949; Gerebtzoff, 1959), успешно примененная Котиковой (1967) для изучения морфологии нервной системы плоских червей. Локализация ацетилхолинэстеразы, играющей важную роль при передаче нервных импульсов, в значительной степени соответствует расположению нервных структур.

Живых и активных червей фиксировали в придавленном состоянии в 4% растворе нейтрального формалина в течение одного часа в холодильнике, и после тщательной промывки в дистиллированной воде помещали в среду, содержащую ацетилтихолин. Спустя 20—30 часов объекты отмывали дистиллированной водой, обрабатывали 1% раствором сульфида аммония в течение нескольких секунд, дополнительно фиксировали 10% раствором нейтрального формалина и заключали в глицерин-желатин.

СТРОЕНИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ПОЛОВОЗРЕЛОГО *A. CONCHICOLA*

Центральная часть нервной системы *A. conchicola* расположена в подвижной, удлинённой передней части тела червя, называемой некоторыми авторами «шеей». Мозг состоит из двух дорзо-латеральных ганглиозных

вздутий, непосредственно переходящих друг в друга с дорзальной стороны и связанных вентрально тонкой комиссурой. Образуется замкнутое окологлоточное кольцо, охватывающее ротовую полость червя несколько выше глотки. От церебрального ганглия к переднему концу отходят пять пар передних нервов: дорзальные, дорзо-латеральные, медиальные, латеральные и вентральные (рис. 1). Дорзальные и дорзо-латеральные нервы — тонкие, слабо выраженные нервные тяжи, проходящие поверхностно под покровами и соединенные с основной ганглиозной массой тон-

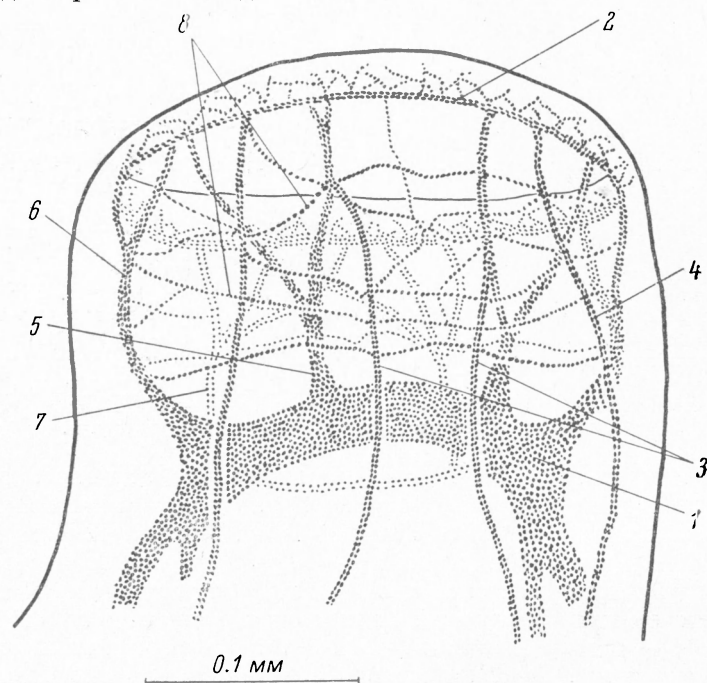


Рис. 1. Нервная система головного отдела *A. conchicola*. Вид с дорзальной стороны.

1 — мозговой ганглий; 2 — терминальное нервное кольцо, 3 — передние дорзальные нервы; 4 — передние дорзо-латеральные нервы; 5 — передние медиальные нервы; 6 — передние латеральные нервы; 7 — передние вентральные нервы; 8 — кольцевые комиссуры.

кими веточками. Передние дорзальные нервы, не доходя до терминального нервного кольца, расположенного по краю ротовой воронки, вступают в одну из ветвей медиального нерва, проходящего непосредственно под ними. Передние медиальные и латеральные нервы отходят непосредственно от церебральной ганглиозной массы в виде хорошо выраженных толстых нервных тяжей. Оба они вскоре расщепляются на две ветви, которые и вступают в терминальное нервное кольцо. От вентральной части окологлоточного кольца отходит пара сравнительно тонких передних вентральных нервов, которые перед вступлением в терминальное кольцо расщепляются, как правило, на три ветви. Все передние нервы связаны несколькими кольцевыми комиссурами и образуют между собой многочисленные анастомозы, так что ротовая воронка оказывается как бы оплетенной с наружной и внутренней стороны густой сетью тонких нервов. От терминального нервного кольца к краю ротовой воронки отходит большое число коротких переплетающихся нервов, связанных, по-видимому, с иннервацией чувствительных нервных окончаний, расположенных в этой области. От окологлоточного нервного кольца отходят назад три пары нервных стволов, тянущихся вдоль всего тела червя: дорзальные, латеральные и вентральные задние нервы (рис. 2). Дорзальные нервные стволы являются продолжением передних дорзальных нервов и проходят поверхностно над кишечником, расположенным близко к спинной стороне тела паразита. Латеральные задние нервы проходят по бокам тела приблизительно в об-

ласти септы, разделяющей тело червя на верхнюю и нижнюю части. Более толстые массивные вентральные нервы фактически служат продолжением нисходящей части церебральных ганглиев. На заднем конце тела они переходят друг в друга, образуя таким образом замкнутое кольцо. В шейном отделе вентральные стволы идут почти латерально, при вступлении в туловищную часть они довольно резко поворачивают к вентральной стороне и, пройдя сквозь септу, делают еще один поворот и далее тянутся параллельно вентральной поверхности диска под септой назад. Кроме трех вышеназванных нервов, от церебральных ганглиев отходит пара глоточных нервов, идущих вдоль глотки и кишечника. Дорзальные, латеральные и вентральные задние нервы связаны большим числом поперечных комиссур (свыше 50), из которых особенно четко выделяется комиссура в области перехода шейного отдела в туловищный. Дорзальные

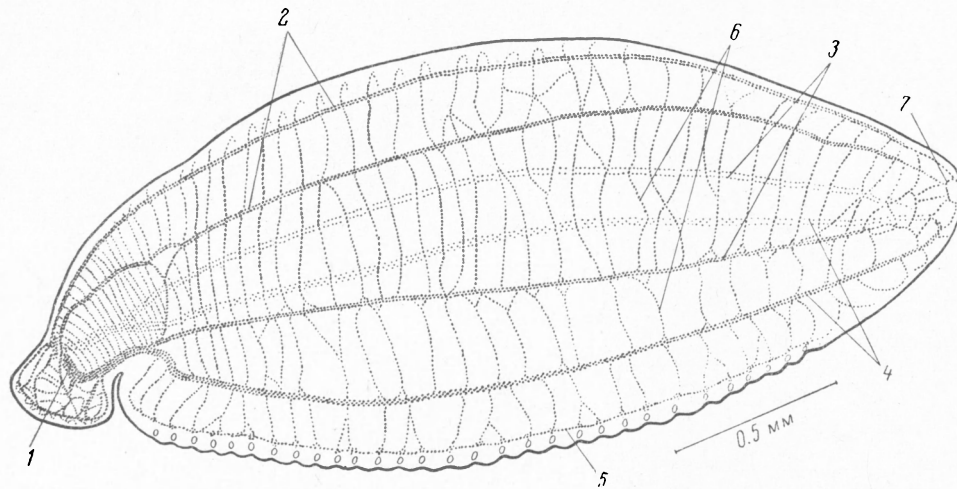


Рис. 2. Общий вид нервной системы *A. conchicola*. Вид сбоку.

1 — мозговой ганглий; 2 — задние дорзальные нервы; 3 — задние латеральные нервы; 4 — задние вентральные нервы; 5 — наружный кольцевой нерв диска; 6 — поперечные комиссуры; 7 — экскреторное нервное кольцо.

и латеральные задние нервы по направлению к заднему концу постепенно утончаются и на конце тела по толщине уже не отличаются от комиссур, образуя с ними слабо выраженное нервное кольцо вокруг экскреторного отверстия.

Особый интерес представляет строение нервной системы прикрепительного аппарата *A. conchicola*, расположенного на брюшной стороне тела животного. Это овальный диск, разделенный тремя продольными и большим числом поперечных мышечных перегородок на отдельные присасывательные ячейки. В результате на диске образуется около 25—30 поперечных рядов по 4 ячейки в каждом. На переднем и заднем концах диска этот порядок нарушается. Там располагаются непарные ячейки и ряды из двух или трех присасывательных ямок. Между соседними латеральными ячейками в толще мышечной стенки находятся так называемые маргинальные органы, имеющие вид грушевидных телец. Такой сложный прикрепительный аппарат иннервируется не менее сложно (рис. 3). Под серединой латеральных ячеек проходит довольно массивный кольцевой нерв, повторяющий контур диска. Под каждым поперечным рядом из четырех ячеек проходит также хорошо выраженный кольцевой нерв, имеющий вид сильно вытянутого овала. Кроме этих хорошо выраженных нервов, в диске находится ряд более слабо развитых нервных тяжей, локализованных более поверхностно. Это медиальный, латеральные и поперечные нервы мышечных перегородок и связывающая их сеть тонких нервных тяжей, как бы оплетающих каждую отдельную ячейку. Глубже, в области перегородки, отделяющей диск от собственно тела, просматривается густой нервный плексус, состоящий из большого числа продольных и поперечных нервных тяжей. Снаружи

диск на уровне верхней его границы опоясывается наружным кольцевым нервом. Он соединен с вентральными нервными стволами поперечными комиссурами тела. Против каждой поперечной мышечной перегородки на наружном кольцевом нерве диска имеются небольшие узелки, от которых отходят тонкие веточки к различным нервам прикрепительного диска. Основной кольцевой нерв диска связан двумя небольшими веточками с задними вентральными нервными стволами, которые у половозрелых червей можно проследить лишь с большим трудом.

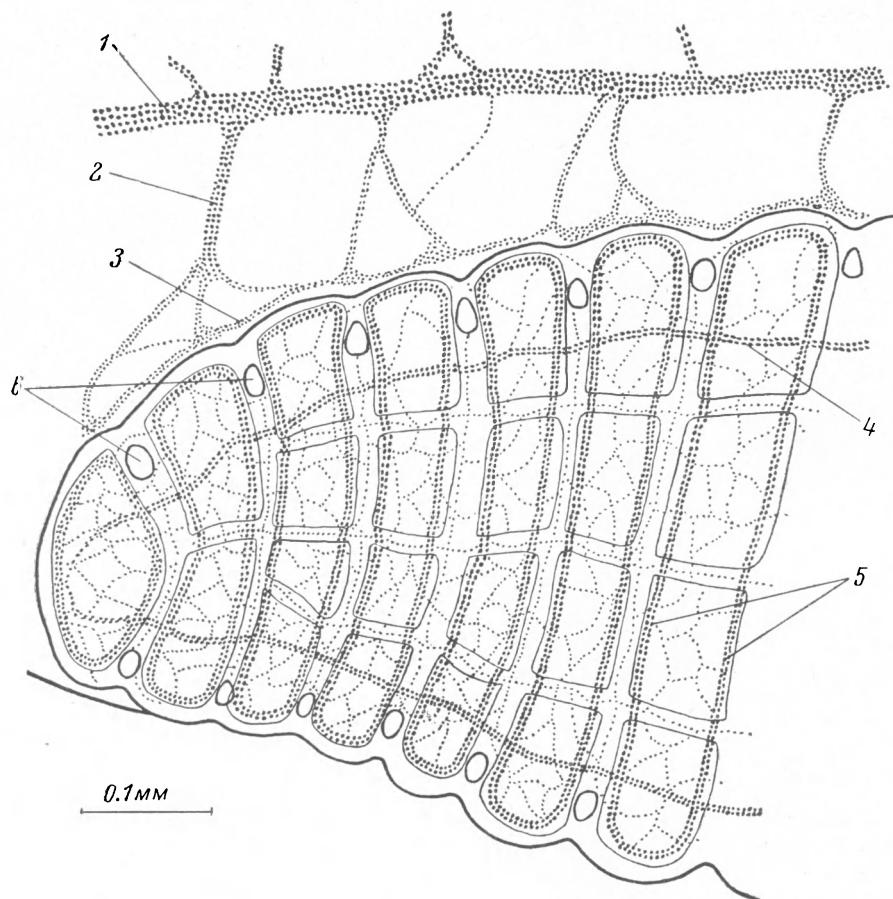


Рис. 3. Нервная система прикрепительного диска *A. conchicola*. Вид с вентральной стороны.

1 — задний вентральный нерв; 2 — поперечные комиссуры; 3 — наружный кольцевой нерв диска; 4 — основной кольцевой нерв диска; 5 — кольцевой нерв поперечного ряда ячеек; 6 — маргинальные органы.

РАЗВИТИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ *A. CONCHICOLA*

Строение нервной системы вылупившейся из яйца личинки и молодой особи *A. conchicola* с еще не развитым диском принципиально сходно. По сравнению с молодым паразитом у личинки все нервы выражены слабее и прослеживаются с большим трудом. Поэтому схема строения нервной системы дана лишь для молодого паразита (рис. 4). Передняя часть нервной системы имеет то же строение, что и у взрослого *A. conchicola*. Обнаруживаются те же пары передних нервов, терминальное кольцо и 2—3 слабо выраженные кольцевые комиссуры, но отсутствует густой нервный плексус ротовой воронки, хорошо развитый у взрослых особей. Дорзальные, латеральные и вентральные задние нервные стволы хорошо выражены. Вентральные нервы (в связи с отсутствием диска) не образуют резкого поворота, а довольно плавно тянутся вдоль тела, соединяясь на заднем конце друг с другом. Основные различия в строении нервной системы обнаруживаются

в области прикрепительного диска, который у личинок и молодых червей еще не развит и имеет вид простой задней присоски. По дну этой присоски проходит хорошо выраженное нервное кольцо, гомологичное основному кольцевому нерву диска половозрелых паразитов. Оно соединено нервными связками с вентральными нервными стволами.

Дальнейшее развитие нервной системы *A. conchicola* заключается в усложнении сети поперечных комиссур, анастомозирующих мелких нервов и в образовании сложной нервной системы диска. Закладка диска

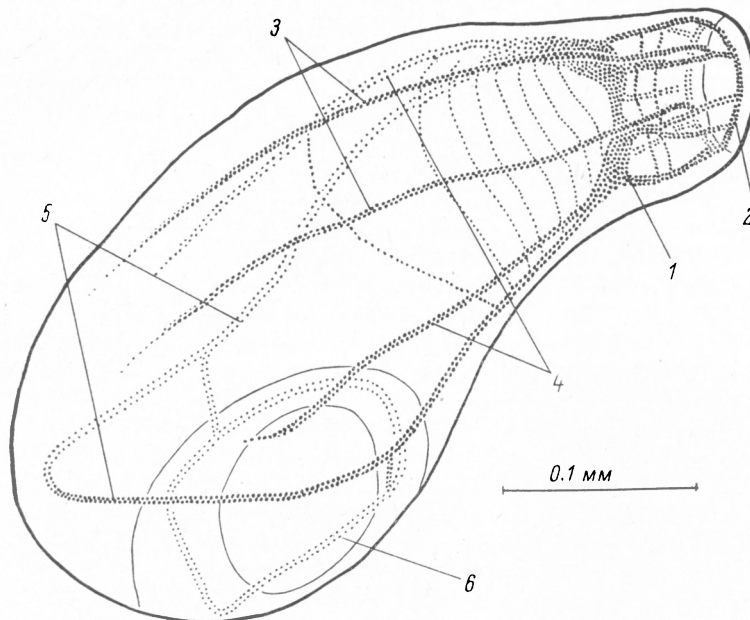


Рис. 4. Нервная система молодого *A. conchicola*. Вид с дорзальной стороны.

1 — мозговой ганглий; 2 — терминальное нервное кольцо; 3 — задние дорзальные нервы; 4 — задние латеральные нервы; 5 — задние вентральные нервы; 6 — кольцевой нерв задней присоски.

происходит путем постепенного растягивания задней присоски, в передней части которой начинают образовываться поперечные ряды ячеек. У паразитов, находящихся на этой стадии развития, мы обнаруживаем в передней части диска хорошо выраженные удлиненноовальные нервы поперечных рядов ячеек, тогда как в задней части имеется лишь кольцевой нерв. Развитие сети тонких нервов, оплетающих каждую отдельную ячейку, происходит, по-видимому, на более поздних стадиях. У молодых паразитов со сформированным диском эта сеть еще не выражена, так же как и сеть поперечных комиссур. Маргинальные органы на этой стадии еще неразличимы. Дальнейшее развитие нервной системы *A. conchicola* состоит в усложнении богатой поверхностной сети мелких нервов как по всему телу, так и в области диска и ротовой воронки. Одновременно происходит рост червя и развитие его половой системы.

ОБСУЖДЕНИЕ

В литературе приводится очень мало данных о нервной системе *Aspidogastrea*. Имеются отдельные указания ряда авторов о наличии у аспидогастрид супраглоточной мозговой комиссуры и отдельных продольных нервных стволов (Voeltzkow, 1888; Monticelli, 1892; Osborn, 1904). Особого внимания заслуживают работы Роде (Rohde, 1966, 1968), посвященные изучению нервной системы *Multicotyle purvisi* Dawes. Морфологию нервной системы Роде изучал на серии срезов, окрашенных нитратом серебра с добавлением мочевины. Вполне возможно, что ряд небольших расхож-

дений в деталях строения нервной системы *A. conchicola* и *M. purvisi* связан с применением различных методик, а возможно, и с родовыми различиями изучаемых объектов. В целом строение нервной системы *A. conchicola* довольно хорошо согласуется с данными Роде. Обнаруженный им нервный плексус в септе *M. purvisi*, к сожалению, невозможно разглядеть на тотальных препаратах *A. conchicola*, однако, вероятно, он присутствует и у этого вида. Крайне интересные сведения приводит Роде о строении нервных окончаний *M. purvisi*. Он обнаружил у этой аспидогастриды очень большое количество разнообразных нервных окончаний (свыше 10 типов, в каждом из которых имеются свои варианты). Особенно густо нервные рецепторы расположены в области ротовой воронки и в ячейках прикрепительного диска. У *A. conchicola* наиболее густые сплетения нервных тяжей наблюдаются также в этих областях, что, по-видимому, связано с их двигательной функцией.

В целом нервная система *Aspidogastrea* представляет собой хорошо дифференцированный ортогон, присущий большинству достаточно высококоразвитых *Plathelminthes* (многие *Turbellaria*, *Digenea*). Котикова (1971) на основании изучения морфологии нервной системы различных групп плоских червей пришла к выводу о существовании двух линий в развитии нервной системы у паразитических *Plathelminthes*: *Monogenoidea* и *Cestoidae* с одной стороны и *Digenea* с другой. Наличие грубого нервного плексуса у моногеней и цестод и картина формирования у них ортогона еще раз подтверждают близость этих двух групп, убедительно доказанную ранее Быховским (1937, 1957). По мнению Котиковой, моногеней и цестод можно выводить только от форм с грубым нервным плексусом. В противоположность им у дигеней ортогон хорошо развит, а грубый нервный плексус отсутствует. В этом отношении *Aspidogastrea* близки к последним. У них также отсутствует грубый нервный плексус, а имеется хорошо развитый ортогон с большим числом кольцевых комиссур. Густой нервный плексус, развивающийся в области диска и ротовой воронки, не является гомологом грубого нервного плексуса моногеней и цестод. Он явно носит вторичный характер и связан с большой подвижностью этих частей тела аспидогастрид. По-видимому, и дигеней, и аспидогастриды ведут свое происхождение от общих или близких предковых форм с хорошо развитым ортогоном. Однако дальнейшая эволюция этих групп шла различными путями. Переход партеногенетических поколений *Digenea* к паразитированию в тканях моллюска привел к их сильной морфологической дегенерации, затронувшей и нервную систему, которая крайне упрощена у партенит (спороциста, редия) и мирацидия. Нервная система гермафродитного поколения устроена гораздо сложнее. У этих форм имеется хорошо развитый ортогон, состоящий, как правило, из трех пар продольных нервных стволов, связанных между собой различным числом кольцевых комиссур. Иннервация присосок осуществляется по-разному у отдельных групп *Digenea* и может быть достаточно сложной. Все это хорошо согласуется с теорией более раннего перехода к паразитированию партеногенетических поколений *Digenea* (Гинецинская, 1968).

Эволюция *Aspidogastrea*, так же как и дигенетических сосальщиков, тесно связана с двустворчатыми и брюхоногими моллюсками. Местом их обитания в отличие от партеногенетических поколений *Digenea*, паразитирующих в тканях моллюска, служит перикардий, почки, мантийная полость и синусы кровеносной системы. Все эти органы заполнены жидкостью сходной по своему составу и имеющей непосредственную связь с внешней средой. Подобная среда обитания аспидогастрид не так сильно отличается от внешней среды, как это имеет место у других паразитов, живущих в толще тканей или в органах позвоночных животных.¹ Жизнь в подобной среде обусловила развитие у аспидогастрид большого количества разнообразных нервных окончаний и высоко интегрированной нервной системы.

¹ Этим же, по-видимому, объясняется способность *A. conchicola* жить длительное время в обычном физиологическом растворе (до 30—50 дней).

Л и т е р а т у р а

- Быховский Б. Е. 1937. Онтогенез и филогенетические взаимоотношения плоских паразитических червей. Изв. АН СССР, сер. биол., 4 : 1353—1383.
- Быховский Б. Е. 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. Изд. АН СССР, М.—Л. : 3—507.
- Гинецинская Т. А. 1968. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Изд. «Наука», М.—Л. : 1—410.
- Котикова Е. А. 1967. Гистохимический метод изучения морфологии нервной системы у плоских червей. Паразитол., 1 (1) : 78—81.
- Котикова Е. А. 1971. Сравнительно-анатомическое исследование нервного аппарата плоских червей (Plathelminthes). Автореф. дисс., ЗИН АН СССР : 1—14.
- Faust E. S. 1922. Notes on the excretory system in *Aspidogaster conchicola*. Trans. Americ. Microscop. Soc., 41 : 113—117.
- Gerebtzoff M. A. 1959. Cholinesterases. London : 1—195.
- Koelle B. and Friedenwald I. S. 1949. A histochemical method for localizing cholinesterase activity. Proc. Soc. Biol. Med., 70 : 617—622.
- Monticelli F. S. 1892. *Cotylogaster michaelis* n. g. n. sp. e revisione degli Aspidobothridae. Festschr. Leuckart : 166—214.
- Osborn H. 1904. On the Habits and Structure of *Cotylaspis insignis* Leidy, from Lake Chautauqua. N. Y. Zoolog. Jahrb. Anat., 21 : 201—243.
- Rohde K. 1966. Sense receptors of *Multicotyle purvisi* Dawes, 1941 (Trematoda, Aspidobothria). Nature (Lond.), 211 : 820—822.
- Rohde K. 1968. The Nervous System of *Multicotyle purvisi* Dawes, 1941 (Aspidogastrea) and *Diaschistorchis multitesticularis* Rohde, 1962 (Digenea). Z. f. Parasitenk., 30 : 78—94.
- Stafford J. 1896. Anatomical structure of *Aspidogaster conchicola*. Zool. Jahrb. Anat., 9 : 477—542.
- Voeltzkow A. 1888. *Aspidogaster conchicola*. Arb. Zoolog.-Zootom. Inst. Würzburg, 8 (8) : 249—289.

THE STRUCTURE OF THE NERVOUS SYSTEM OF ASPIDOGASTER CONCHICOLA K. BAER, 1827 (TREMATODA, ASPIDOGASTREA)

T. A. Timofeeva

S U M M A R Y

The structure of the nervous system of *Aspidogaster conchicola* K. Baer and its development are described. Acetylcholinesterase topographically associated with the nervous system is found in *A. conchicola*. This parasite has a very complex nervous system, especially the innervation of the adhesive disk. In the structure of the nervous system *Aspidogastrea* is more close to *Digenea* than to *Cestoidea* and *Monogenoidea*. *Aspidogastrea* as well as *Digenea* have no rough nerve plexus that is normally characteristic of the latter.